© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Funktionelle Morphologie und Anatomie der Flußkrebse

M. Pöckl

Abstract

Functional Morphology and Anatomy of Crayfish.

The aim of this chapter is to bring together details on crayfish functional morphology (externals) and functional anatomy (internals). This should provide useful information for the non-specialist and specialist alike. However, space does not permit more than a précis of the vast amount of information available. Where appropriate, details relevant to crustaceans in general are given as a lead into the various sections.

Stapfia 58,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 137 (1998), 131-142

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

„Und die Wissenschaft ist im Grunde nichts als gesunder Menschenverstand, nämlich peinlich genau in der Beobachtung und unerbittlich streng in jedem Verstoss gegen die Logik" (HUXLEY 1880).

Funktionelle Morphologie

Die überwiegende Mehrzahl der Naturwissenschaftler vertritt heute die Meinung, daß die Stammform der Crustaceen einen Körper hatte, der aus einer Vielzahl gleichartiger Segmente zusammengesetzt war. Eine deutliche Unterteilung in Kopf (Cephalon), Brust (Thorax) und Hinterleib (Abdomen) scheint es nicht gegeben zu haben (CISNE 1982). Einige ursprüngliche Crustaceen besitzen bis zu 50 mehr oder weniger gleichartige Segmente, während es bei den fortgeschrittenen Typen zu einer Verringerung der Segmentzahl und zu einer Ausbildung einer effizienten „Kommandozentrale" im Kopfbereich gekommen ist (Cephalisation). Schließlich führte diese Entwicklung zu einer konstanten Anzahl von 19 Körpersegmenten plus einem bei den Erwachsenen verkümmerten (= rudimentären) Embryonalsegment. Von diesem ursprünglichen Muster haben viele Evolutionslinien ihren Ausgangspunkt genommen. Eine der erfolgreichsten sind die Malacostraca („Höhere Krebse"). Die Unterteilung der ursprünglich gleichförmigen Segmente in funktionelle Einheiten (Tagmata) mit spezialisierten Anhängen hat zu deutlichen Vorteilen gegenüber der Stammform geführt (HESSLER et al. 1982): Die Anhänge des Thorax stehen im Dienst der Nahrungsaufnahme, der Fortbewegung und der Atmung, während sich die Abdominalanhänge aufs Schwimmen spezialisiert haben.

Als Embryo besitzen alle Malacostraca 20 Körpersegmente. Einige Forscher sind der Meinung, daß sich die Ordnungen der Hauptunterklasse der Malacostraca, die Eumalacostraca, von einem ursprünglichen Organisationsplan ableiten lassen, die als „caridoide Facies" (garnelenartige Erscheinung) bezeichnet wird. Andere Wissenschaftler sind davon überzeugt, daß die Eumalacostraca mehrere

Abb. 1:
Dorsalansicht eines weiblichen (links) und Ventralansicht eines männlichen (rechts) Edelkrebses *Astacus astacus*. Foto: E. EDER & M. PÖCKL.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Ursprünge haben und somit eine künstliche Gruppe sind (DAHL 1976; HESSLER et al. 1982; SCHRAM 1982).

Eigenschaften der „caridoiden Facies" sind folgende: (a) Carapaxschild, das dem Segment der zweiten Maxille zuzurechnen ist und nach hinten auswächst, um den Thorax einzukapseln; (b) bewegliche Augenstiele; (c) zweiästige Antennulae (1. Antennen); (d) schuppenförmiger Außenast der Antenne; (e) Schreitbeine (= Pereiopoden) mit gut entwickelten stabförmigen Innenästen; (f) gut entwickeltes Abdomen mit einer massiven Muskulatur, die ein Einklappen des Schwanzfächers unter den Schild erlaubt; (g) paddelartige Flossen (= Uropoden), die mit dem abgeflachten Schwanz (= Telson) den Schwanzfächer bilden; (h) Schwimmbeinchen (Pleopoden) 1 bis 5 sind gleichartig und haben zwei stabförmige Äste; (i) im allgemeinen enthält das Abdomen keine inneren Organe mit Ausnahme des Enddarmes (CALMAN 1904; HESSLER et al. 1982). Der Ursprung der „caridoiden Facies" ist unbekannt, dürfte sich aber als Anpassung an eine Lebensweise am Gewässergrund entwickelt haben. Jedoch scheint es in der Frühzeit der Malakostrakenentwicklung bereits Formen, die am Gewässergrund lebten, als auch im Freiwasser schwebende Formen gegeben zu haben. Typische Beispiele der Caridoiden sind nämlich zusammen mit Vertretern der schwebenden Euphausiiden und Mysiden gefunden worden.

Flußkrebse haben einen für höhere Crustaceen typischen Bauplan und teilen mit anderen Süßwassermalakostraken die direkte Entwicklung ohne freie Larvenstadien. Die Körpergröße, die erwachsene Krebse erreichen können, ist artspezifisch stark verschieden und reicht von wenigen Zentimetern bis zum riesigen *Astacopsis gouldi* auf Tasmanien, der ein Gewicht von bis zu 4,5 kg erreichen kann (OLSZEWSKI 1980, nach unbestätigten Angaben bis zu 6 kg), und somit der weltweit größte wirbellose Süßwasserbewohner sein dürfte. Flußkrebse haben ein relativ dickes, flexibles Außenskelett (= Exoskelett), welches von Zeit zu Zeit gewechselt werden muß, damit die Tiere wachsen können (siehe Beitrag PÖCKL „Häutung und Wachstum" in diesem Band).

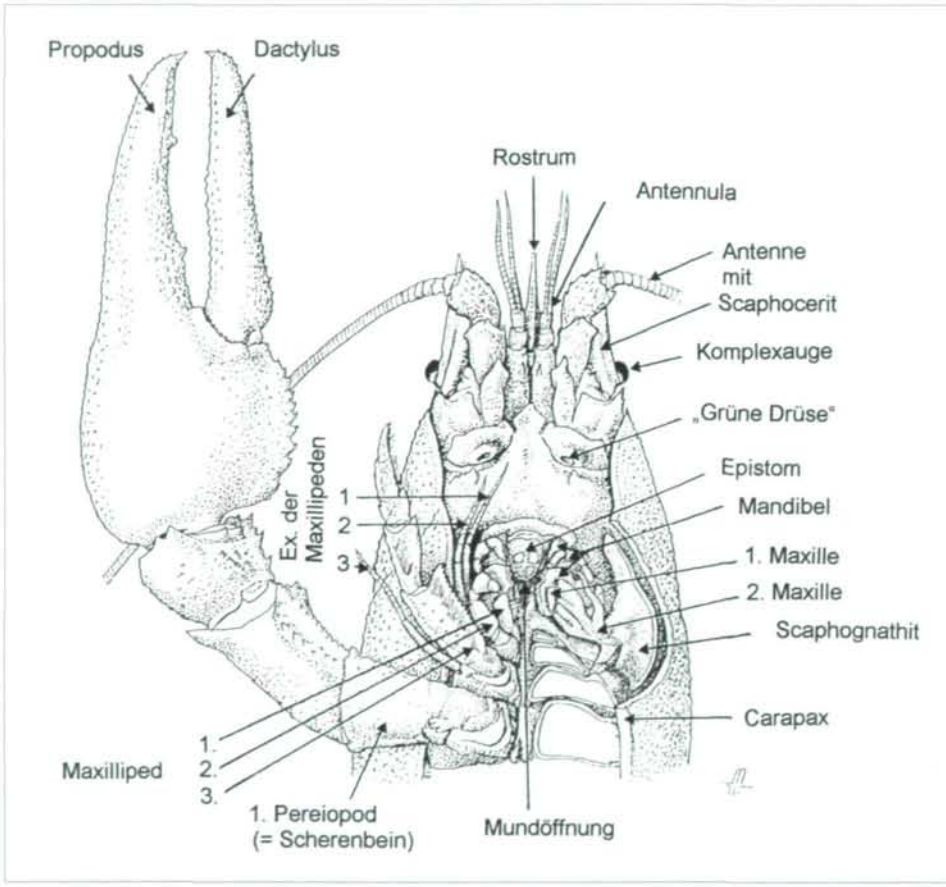

Abb. 2: Morphologische Situation im Bereich der Mundwerkzeuge und Kaubeine (C). Zeichnung: M. MIZZARO-WIMMER

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Der Körper der Flußkrebse erscheint von oben betrachtet (Abb. 1) deutlich in zwei Abschnitte gegliedert, in das vordere, ungegliederte Kopfbruststück (Cephalothorax) und in den gegliederten Hinterleib (Abdomen). Der Cephalothorax besteht aus dem 5-segmentigen Kopf (Cephalon) und dem 8-segmentigen Brustabschnitt (Thorax). Die Lage der einzelnen Segmente kann durch den jeweiligen Ursprung der Mundwerkzeuge und Beine eindeutig zugeordnet werden. Das sieht man am besten, wenn man den Krebs umdreht (Abb. 1), weil sie am Rücken und seitlich vom Carapaxschild verborgen werden, der vom hinteren Rand des zweiten Maxillarsegmentes als Hautduplikatur auswächst. Funktionell sind der Kopfabschnitt (Protocephalon, mit den beiden Antennenpaaren, Augenstielen und Oberlippe), der Gnathothorax (mit Mundgliedmaßen und Kieferbeinen, Abb. 2) und das Pereion (mit den 10 Schreitbeinen) unterscheidbar. Der Rückenschild (Carapax) ist mit dem dorsalen Teil des Thorax verschmolzen und verdeckt seitlich als Branchiostegit die Kiemenregion.

Auf der Oberfläche des Carapax können Gruben, Furchen, Höcker, Stacheln und Dornen vorhanden sein, die teilweise wichtige Arterkennungsmerkmale sind (siehe Beitrag PÖCKL & EDER in diesem Band). Die transversal verlaufende Nackenfurche (Cervicalfurche) stellt die Trennungslinie zwischen Cephalon und Thorax dar. Die Region des Carapax, unter dem das Herz liegt, die Areola oder Herzregion, wird von den Branchio-Kardialgruben begrenzt. Der Vorderteil des Carapax ist häufig mit einem oder 2 Paar Hinteraugenleisten (Postorbitalknoten) ausgestattet, die Mitte läuft in eine „Nase" (Rostrum) aus, die sich zu einer spitzen oder dreieckigen Spitze (Apex) verjüngt.

Die 5 Segmente des Kopfes umfassen 2 präorale Segmente, die Antennulae und die Antennen und 3 postorale Segmente, jene der Mandibeln, der blattartigen Maxillulae und die Maxillen. Die 8 Segmente des Thorax samt seinen Extremitäten (= Thorakopoden) setzen sich aus den 3 Paar Kieferbeinen oder Maxillipeden zusammen, die dem Nahrungserwerb und der Nahrungszerkleinerung dienen, und den restlichen 5 Paar Thorakopoden. Letzere sind einästige, röhrenartige Pereiopoden (1-5) mit einem Paar Scheren- (Nr. 1) und 4 Paar Schreitbeinen (2-5). Diese 5 Paar Thorakopoden, die auch von dorsal deutlich sichtbar sind, haben den Tieren ihren Namen gegeben: (Deka-Poda = Zehnfuß [krebse]).

Das Abdomen ist deutlich segmentiert und besteht aus 6 verkalkten Röhren, die untereinander durch nicht verkalkte, biegsame Gelenkmembranen verbunden sind. Jeder Ring besteht jeweils aus vier Skleriten: einem dorsalen Tergum, einem schmäleren ventralen Sternum und den beiden lateralen Pleuren. Das erste Abdominalsegment ist gelenkig mit dem letzten Cephalothoraxsegment verbunden, das ebenfalls etwas biegsam ist. Es sind

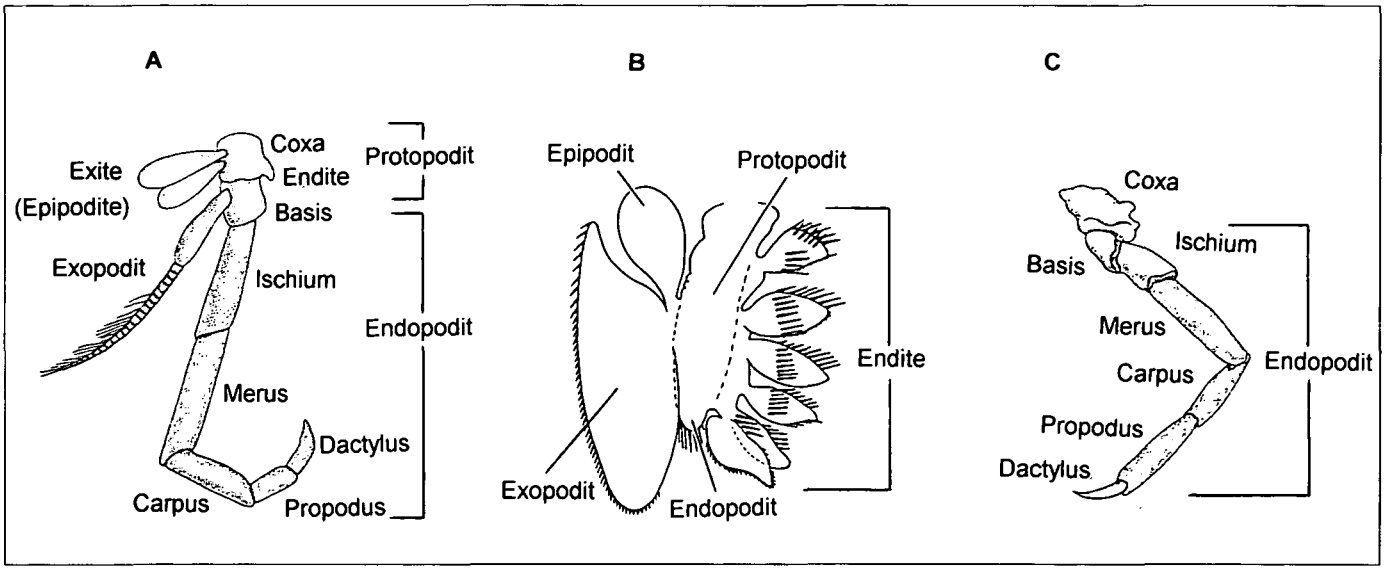

Abb. 3:
Verschiedene Typen eines Krebsbeines. (A) zweiästiges Bein eines primitiven Krebses (hypothetische Ausgangssituation), (B) zweiästiges Bein eines Phyllopoden (Blattfußkrebses), (C) einästiger Pereiopode (Schreitbein) eines Dekapoden. Nach BRUSCA & BRUSCA (1990).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

nämlich seine Pleuren reduziert, sodaß das Abdomen gegen den Cephalothorax abgebogen werden kann. Die Pleuren des zweiten Abdominalsegmentes sind die größten.

Das Abdomen kann unter den Cephalothorax eingeklappt oder gerade nach rückwärts ausgestreckt werden, aber die hakenartigen Schaniere jeder Tergum-Pleurum-Verbindung verhindern eine seitliche Verbiegung. Beim Weibchen tragen die Abdominalsegmente 2-5 je ein Paar Schwimmpleopoden, die dicht mit Borstenhaaren besetzt sind. Beim Männchen sind die Pleopoden zum Zwecke der Fortpflanzung zu Begattungsgriffeln (Gonopoden) oder stark sklerotisierten Stiletten modifiziert. Das Abdomen endet im abgeflachten Telson, das eine Quernaht aufweist und auf dessen Unterseite sich der Anus befindet. Die Anhänge des sechsten Abdominalsegments sind zu flachen, zweiästigen Flossen (Uropoden) umgebildet, die zusammen mit dem Telson den Schwanzfächer bilden, der aufgrund seiner großen Oberfläche rasche Fluchtbewegungen nach hinten ermöglicht.

Das ursprüngliche zweiästige Krebsbein (Abb. 3) setzt sich aus einem basalen, zweigliedrigen Protopoden zusammen (Coxa & Basis), von dem Y-förmig zwei Äste entspringen: der äußere Exopodit und der innere Endopodit (McLaughlin 1980, 1982). Zusätzliche Strukturen können vom Protopoden entweder außen (allgemein als Exite bezeichnet) oder innen (allgemein als Endite bezeichnet) abzweigen. Manche Forscher deuten die Epipodite (Exite) als dritten Ast des Protopoditen (Cisne 1982). Epipodite erfüllen oft die Funktion von Kiemen oder Kiemenputzwerkzeugen, während die coxalen Endite der Mundwerkzeuge häufig die Funktion des Nahrungstransportes oder der Nahrungszerkleinerung übernehmen. Endite können sich auch auf Endopoditen bilden. Bei den Schreitbeinen eines Malacostracen besteht der Endopodit gewöhnlich aus 5 Teilen: Ischium, Merus, Carpus, Propodus und Daktylus. Der Exopodit ist reduziert. Drei primitive einästige Strukturen kommen auch bei Crustaceen vor: die Oberlippe (Labrum), die Unterlippe (Labium) und das Telson. Das Labium besteht aus zwei Lappen, den Paragnathen. Einen Überblick über Form und Funktion sämtlicher Extremitäten geben Abb. 4 und Tab. 1.

Wie bei anderen Dekapoden ist bei den Flußkrebsen auch die Autotomie verbreitet. Darunter versteht man die Abtrennung von Extremitäten, um Feinden zu entkommen (McVean 1982). Die Autotomie wird durch einen speziellen Muskel bewerkstelligt, der das Ischium heftig gegen die Coxa überdehnt. Die Abtrennung erfolgt an einer Sollbruchstelle der Gelenkshaut des Ischiums, wo das Außenskelett dünn und zurückgezogen ist und eine Membran sich schnell über das Gelenk spannt um den Bruch zu versiegeln und den Austritt von Blut (Haemolymphe) zu verhindern. Die Extremität wird allmählich im Verlauf mehrer aufeianderfolgender Häutungen ersetzt. Bei der darauffolgenden Häutung erscheint an der besagten Stelle ein kleiner Stumpf, und schließlich erreicht die Extremität wieder ihre Funktion, wenn nicht sogar ihre vollständige Größe (Abb. 5).

> ***„Bei den heftigen Anstrengungen, die Gliedmaassen [nach der Häutung, Anm.] aus dem abgeworfenen Skelet freizumachen, kommt es ... zuweilen vor, dass der Krebs das eine oder andere Glied verliert, indem dasselbe abreisst und der grössere Theil oder das ganze Glied in der Haut zurückbleibt. Allein nicht nur auf diese Weise kommen die Krebse um ihre Gliedmaassen. Wird das Thier an einer seiner Scheren festgehalten, sodass es sich nicht losmachen kann, so vermag es jederzeit sich aus seiner schwierigen Lage zu ziehen, indem es die Gliedmaassen abwirft, die der Feind in der Hand behält, während der Krebs das Weite sucht. Diese freiwillige Amputation erfolgt immer an derselben Stelle, nämlich dort, wo die Gliedmaasse am dünnsten ist, gerade jenseits des Gelenkes zwischen dem Basalgliede und dem nächsten. Auch die übrigen Gliedmaassen trennen sich leicht an den Gelenken ab. Man trifft Krebse, welche solche Verstümmelungen erlitten haben, sehr häufig. Allein der so erlittene Schaden ist nicht dauernd, da***

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

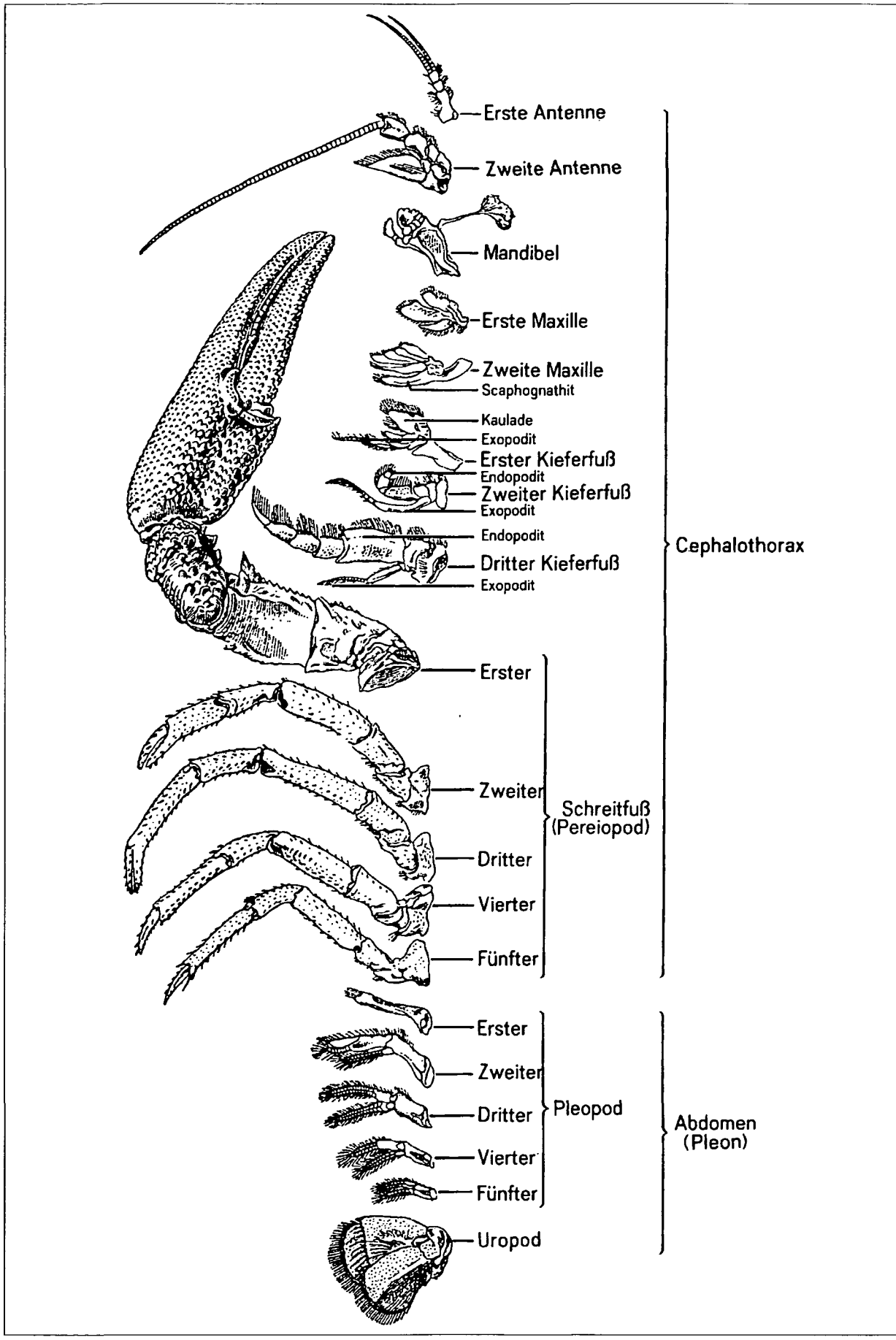

Abb. 4: Sämtliche Extremitäten eines Flußkrebses. Als Beispiel dient der Edelkrebs *Astacus astacus*. Aus Renner (1989)

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Extremität		Form und Funktionen
2	Antennulae	Pedunculus aus 3 Segmenten mit 2 vielsegmentigen Ästen (Flagellum). Die Öffnung der Statozyste mündet am Protopodit. Auf den Ästen befinden sich chemo- und mechanorezeptive Borsten
3	Antenna	Zweiästig mit einem einzigen, vielsegmentigen Ast (en), der beinahe Körperlänge erreicht und mechanorezeptive Borsten trägt. Pedunculus mit großem, stabilisierendem Scaphozerit (ex). Die Öffnung des Exkretionsorganes befindet sich an der Coxa
	Labrum (Oberlippe)	Unpaar, auf dem Mittelteil des Epistoms. Beinhaltet Hautdrüsen, die ölige Flüssigkeit während des Fressens sezernieren
4	Mandibel	Asymmetrisch. Protopodit vergrößert und bildet die stark verkalkte Kaulade. Kein Exopodit. Dreisegmentiger Palpus, der die Kaulade von Speisepartikeln reinigt
	Metasoma (Labium, Unterlippe)	Paarig, spatelartige Paragnathen. Beinhaltet Hautdrüsen, die ölige Flüssigkeit während des Fressens sezernieren
5	Maxillulae	Protopodit plus reduzierter Endopodit. Kein Epipodit und Exopodit. Abschabung und Manipulation der Nahrung und Zusammenkleben von Filterpartikeln. Bildet Schutzklappe für Kiemenkammer
6	Maxilla	Deutlicher Exopodit und Epipodit. Epipodit bildet Scaphognathit, der die Respirationsströmung erzeugt. Coxa und Basis bilden 4 blattförmige, beborstete Lappen, die die Nahrung abschaben und manipulieren und Partikel mit einem Filter einfangen. Bildet Schutzklappe für Kiemenkammer
7	Maxilliped 1 (= Thorakopod 1)	Zweiästig. Coxa und Basis (Protopodit) bilden blattförmige, beborstete Lappen. Basis mit vielsegmentigem Exopoditen. Endopodit reduziert. Epipodit vergrößert, unterstützt die Tätigkeit des Scaphognathiten. Manipuliert und knetet Nahrungspartikel (b), sammelt Nahrungspartikel durch einen groben Filter (c), bildet Schutzklappe für Kiemenkammer (ex, en), erzeugt Nahrungsströmung
8	Maxilliped 2 (= Thorakopod 2)	Protopodit nicht blattartig. Gut entwickelter 5-segmentiger Endopodit. Exopodit vielsegmentig. Epipodit bildet Platte, die die Respirationsströmung kanalisiert. 2 Kiemen. Qualitative Selektion von Nahrungspartikel (?) (c, b). Schneidet und schabt Nahrung ab (pr), schaufelt und schürft Nahrung ab (d), kämmt Filter und kompakte Nahrung (distaler Abschnitt), Borsten bilden einen groben Filter (m), erzeugt Nahrungsströmung (ex)
9	Maxilliped 3 (= Thorakopod 3)	Wie Maxilliped 2, nur viel größer. Bedeckt und schützt andere Mundgliedmaßen. Die distalen Segmente des Endopoditen können rund um das Ischium gebeugt werden, um einen Haken zu bilden. 3 Kiemen. *Crista dentata* (bezahnter Kamm) vorhanden. Festhalten, Zerreißen und Abschaben großer Nahrungsbrocken (distale Segmente), Abseihung fester Stoffe des Substrates, Reinigung anderer Exremitäten, grobes Filter am Merus (en), Erzeugung einer Nahrungsströmung (ex)
10	Scherenbein (= Thorakopod 4, = Pereiopod 1)	5-gliedriger Endopodit, kein Exopodit. Große Schere. Epipodit und Kiemen wie oben. Scheren werden beim Angriffs- und Verteidigungsverhalten, sowie bei der Werbung und Paarung (besonders beim Männchen) verwendet. Festhalten der Jungen an der Mutter mittels Haken. An der Schere befinden sich chemorezeptive Sensillen. Austarieren bzw. Ausgleichen des Gewichtes des Abdomens. Halten der Position in reißenden Wasserströmungen. Grabwekzeug. Rollen und Umdrehen des Körpers während der Eiablage bei den Weibchen.
11	Schreitbein 1 (= Thorakopod 5, = Pereiopod 2)	Wie für Scherenbein, nur Schere viel kleiner. Epipodit und Kiemen wie oben. Als Schreitbein beim Gehen verwendet. Rollen der Eier bei der Eiablage. Aufsammlung der Nahrung durch die kleinen Scheren. Chemorezeption. Streicheln des Weibchens. Reinigung der Körperoberfläche und anderer Extremitäten
12	Schreitbein 2 (= Thorakopod 6, = Pereiopod 3)	Wie oben. Geschlechtsöffnung des Weibchens an der Coxa. Epipodit und Kiemen wie oben. Überflüssig beim normalen Gehen, wird aber auf schwierigen Oberflächen eingesetzt. Dient auch zum Stabilisieren des Körpers. Andere Funktionen wie oben. Reinigung vor und nach der Eiablege
13	Schreitbein 3 (= Thorakopod 7, = Pereiopod 4)	Wie oben, trägt jedoch keine Scheren und keine Geschlechtsöffnungen. Epipodit und Kiemen wie oben. Verwendung als Schreitbein. Ergreifen des Weibchens während der Paarung. Vorwärts- und Rückwärtsrollen während der Eiablage
14	Schreitbein 4 (= Thorakopod 8, = Pereiopod 5)	Wie oben. Geschlechtsöffnung des Männchens an der Coxa. 1 Kieme mit der Funktion des Gasaustausches. Über die Geschlechtsöffnung wird eine Spermatophore ausgestoßen. Schreitbein, aber nicht phasengleich mit den anderen Schreitbeinen, die nach hinten gerichtet sind. Gewichtstragende Gliedmaße. Die Beine werden beim Männchen während der Paarung überschlagen, um die Gonopoden aufrechtzuhalten
15	Pleopod 1	Geschlechtsdimorphismus. Beim Weibchen verkümmert. Beim Männchen ist der Endopodit und Exopodit in halbröhrenförmige Kopulationsorgane umgebildet und dient in Zusammenarbeit mit Pleopod 2 zur Übertragung von Spermatophoren auf das Weibchen (Gonopode 1)
16	Pleopod 2	Geschlechtsdimorphismus. Beim Männchen Endopodit und Exopodit mit vielsegmentigen, beborsteten Ästen. Befestigung der Eier mittels Oosetae. Eiweißdrüsen aktiv zur Brutsaison. Ständige Befächelung der Embryonen und der Brut. Beim Männchen ähnelt der Protopodit und Exopodit denjenigen des Weibchens. Der Endopodit ist jedoch modifiziert und wird wie ein Schlagbolzen in die Röhre des ersten Pleopoden gestoßen, um kurze Spermatophoren zu produzieren (Gonopode 2)
17	Pleopod 3	Zweiästig bei beiden Geschlechtern mit beborsteten Ästen. Beim Männchen kleiner. Können zur Unterstützung der Vorwärtsbewegung, der Haltung der Position in starker Strömung und der Strömungserzeugung im Bau assistieren
18	Pleopod 4	Wie für Pleopod 3
19	Pleopod 5	Wie für Pleopod 3 und 4
20	Uropod	Zweiästig mit abgeflachtem Exopodit (zusammenklappbar) und Endopodit. Eiweißdrüsen beim Weibchen. Werden als Stabilisatoren und beim Weibchen als Schutzschild für die Brutkammer verwendet. Bildet gemeinsam mit dem Telson den Schwanzfächer zur schnellen Flucht
Telson (postsegmental)		Einzelstruktur, bildet gemeinsam mit Uropoden Schwanzfächer. Hilft den Uropoden beim Rückwärtsgraben

Tab. 1: Form und Funktionen von Extremitäten der Astacidae. Zahl links = Körpersegmentnummer. 1. Segment = embryonal; Augenstiel = praesegmental. Endopodit (en), Exopodit (ex), Coxa (c), Basis (b), Merus (m), Propodus (pr), Dactylus (d). Nach Holdich & Reeve (1988).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

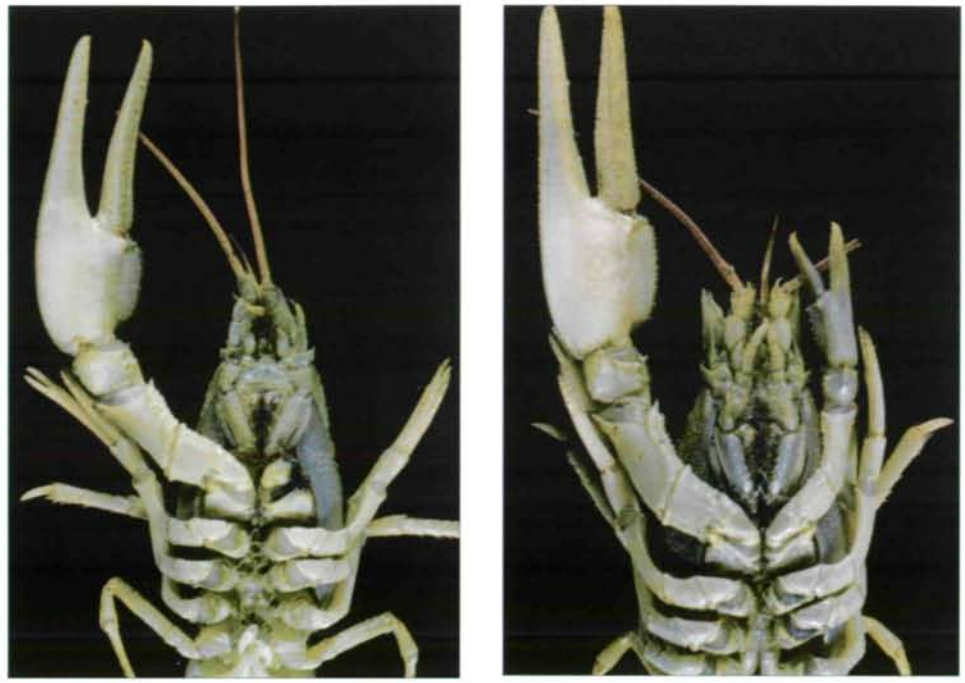

Abb. 5:
Autotomie: Männchen des Sumpfkrebses *Astacus leptodactylus*. Abgetrenntes Scherenbein (links), regeneriertes Scherenbein (rechts). Foto: E. EDER & M. PÖCKL.

diese Thiere in wunderbarem Masse die Fähigkeit besitzen, verlorene Theile wieder neu zu bilden, sei es, dass der Verlust durch eine künstliche Amputation, sei es, dass er freiwillig herbeigeführt ist" (HUXLEY 1880).

Flußkrebse bewegen sich hauptsächlich auf zwei Arten – ein Schreiten mit den Schreitbeinen nach allen Richtungen (vorwärts, rückwärts, seitwärts) und ein rasches Rückwärtsschnellen mit dem Schwanzfächer als Fluchtreaktion. Wenn die Flußkrebse in Strömungsrichtung marschieren, können sie sich mit ihren Scheren und Klauen am Substrat festhalten, um nicht von der Strömung fortgerissen zu werden (MAUDE & WILLIAMS 1983). Die Pleopoden werden für die Fortbewegung kaum eingesetzt und stehen beim Männchen hauptsächlich im Dienste der Spermienübertragung, beim Weibchen dienen sie hauptsächlich dem Zweck, die Eier daran zu befestigen und diese mit sich herumzutragen. Bewegung wird durch die Tätigkeit antagonistischer quergestreifter Muskeln ermöglicht, die an erhabenen Stellen an der inneren Oberfläche des Exoskeletts ansetzen. Die Kontraktion des Beugers und die Erschlaffung des Streckers führt zum Anziehen eines Beinabschnittes. Die Muskulatur von *Astacus „fluviatilis"* ist detailliert untersucht worden (SCHMIDT 1915); ebenso der Bau des Exoskeletts und der Körpermuskulatur von *Procambarus clarkii* (PILGRIM & WIERSMA 1963). Die auffälligsten Extremitäten eines Flußkrebses sind die großen Scheren (Chelae). Der Propodus läuft in einen unbeweglichen Finger aus, gegen den der Dactylus als beweglicher Finger durch Kontraktion des massiven Fingerbeugers bewegt wird. Eine schwache Kontraktion dieses Muskels bewirkt bereits das Schließen der Schere, während ein weiteres Zusammenziehen der Muskelfasern ein kräftiges Zupacken ermöglicht (WIERSMA 1961).

„Diese Scheren sind die Haupt-Angriffs- und Verteidigungswaffen des Krebses, und wer unvorsichtig damit umgeht, wird sich überzeugen, dass ihre Wirkung keineswegs zu verachten ist und auf einen guten Theil verfügbarer Energie hindeutet" (HUXLEY 1880).

Bei den Dekapoden beträgt die Anzahl der Kiemen pro Thoraxsegment gewöhnlich 4, obwohl sie artspezifisch variabel ist (MCLAUGHLIN 1980). Flußkrebskiemen sind sowohl vom strukturellen als auch vom funktionellen Gesichtspunkt intensiv erforscht worden (BOCK 1925; FISHER 1972; HUXLEY 1878, 1880; LARIMER 1961; MCMAHON 1986;

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

McMahon & Wilkens 1983). Die Kiemen haben eine große Oberfläche, ein dünnes Exoskelett und eine effiziente Blutversorgung. Einfache Kiemen (Pleurobranchien) setzen an der lateralen Körperwand oberhalb einiger Extremitäten an und ein Kiemenpaar (Arthrobranchien) kann an der Gelenkmembran zwischen Coxa und der Körperwand ansetzen. Einfache Kiemen an den Coxae werden Podobranchien genannt. Der Carapax erstreckt sich auf beiden Seiten nach unten und schützt auf diese Weise dachförmig als sogenanntes „Branchiostegit" die Kiemen. Die Kiemenkammer (Branchialkammer) liegt somit zwischen der eigentlichen Körperwand und der Innenwand des seitlichen Carapax, wobei vorn und hinten eine kleine Öffnung bleibt. Über die Kiemen muß ständig eine Wasserströmung streichen. Das Atemwasser wird erneuert, indem es aus den Kiemenhöhlen herausgestrudelt wird, was durch ständige Bewegung der Exopoditen der Maxillen bewerkstelligt wird. Man kann diesen Vorgang daran erkennen, daß sich Blasen an den Öffnungen der Kiemenhöhlen zeigen, wenn man den Krebs aus dem Wasser nimmt. Die meisten Flußkrebsarten können - im Gegensatz zu den meisten Fischen - lange Zeit außerhalb des Wassers überleben. Solange die Luft innerhalb der Kiemenkammern feucht bleibt, werden die Tiere mit genügend Sauerstoff versorgt. Die federförmigen Kiemen der Flußkrebse legen sich nämlich an der Luft nicht wie die feinen Kiemenblättchen der Fische dicht aneinander, klatschen also nicht zusammen und reduzieren somit nicht ihre Oberfläche. Sie nehmen nach dem Abfließen des Wassers ihre normale Stellung zueinander wieder ein und bleiben dadurch in feuchter Umgebung tagelang funktionsfähig. Der Rote Amerikanische Sumpfkrebs *Procambarus clarkii*, der lange Gänge gräbt, kann einige Monate bei niedrigen Sauerstoffkonzentrationen überleben, solange der Bau feucht bleibt. Bei kritischen Konzentrationen gräbt sich der Krebs aus und füllt seine Kiemenkammern mit Frischluft. Einige australische Flußkrebsarten können tatsächlich als Landbewohner bezeichnet werden.

Flußkrebse sind zweigeschlechtige Crustaceen. Die äußeren Hauptunterschiede zwischen Männchen und Weibchen sind erstens die Form der Pleopoden und zweitens die Lage der Geschlechtsöffnungen. Beim Männchen münden die Gonoporen an den Coxen der fünften Pereiopoden, bei den Weibchen an denen der dritten. Bei Jungtieren im Alter von wenigen Wochen können die Geschlechter durch das Vorhandensein oder Fehlen einer bläulichen Papille auf dem ersten Abdominalsternum unterschieden werden und bei einjährigen Männchen ist der Endopodit des zweiten Pleopoden verdickt. Männchen haben mächtigere Scheren, aber ein schmäleres Abdomen als Weibchen.

Einige Abschnitte dieses Kapitels stammen aus Holdich & Reeve (1988).

Funktionelle Anatomie

Abbildung 6 veranschaulicht durch einen schematischen medianen Längsschnitt die interne Anatomie eines Flußkrebses. Nach einer kurzen Schlundröhre (Oesophagus) folgt der Magen, der aus einer großen Cardialkammer und einer kleinen Pyloruskammer besteht. Die erste ist zu einem charakteristischen Kaumagen mit seinen massiven Wülsten, Leisten und Zähnen und einem Filterapparat umgebildet (Abb. 7). Nur die völlig zerriebenen Teile der Nahrung werden in die zweite Magenkammer weitergegeben; die unverdaulichen Partikel werden wieder ausgespieen.

> ***„..., so ist auch die Cuticula des Magens verkalkt oder auf andere Weise erhärtet und erzeugt in erster Linie den sehr merkwürdigen und complicirten Apparat, den wir bereits als eine Art Magenmühle oder Futtermahler erwähnt haben, und zweitens einen Filter oder Seiher, durch den die Nahrungssäfte von den nicht nahrhaften harten Theilen des Futters getrennt werden, welche in den Darm passiren"***
>
> *(Huxley 1880).*

Auf den Magen folgt ein nur wenige Millimeter langer Mitteldarmabschnitt, in denen die beiden großen Mitteldarmdrüsen münden.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

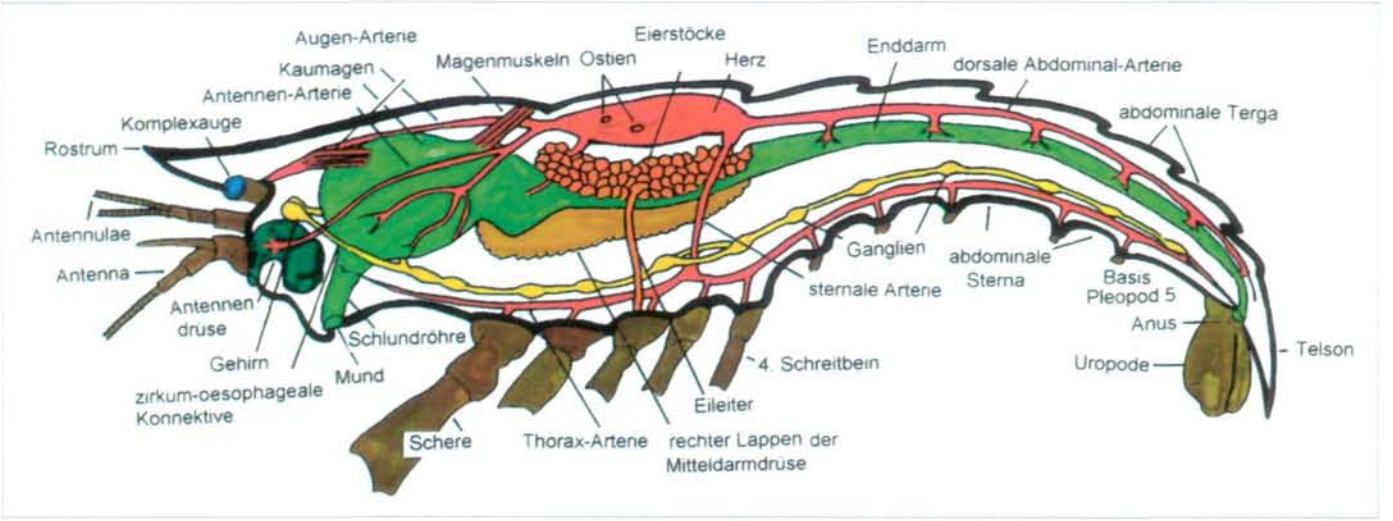

Abb. 6:
Medianer Längsschnitt durch einen Flußkrebs zur Veranschaulichung der internen Anatomie.

Sie liegen seitlich rechts und links neben dem Magen und dem vorderen Teil des Enddarmes. Die Mitteldarmdrüsen stellen ein weitverzweigtes System von Blindschläuchen dar, die der Sekretion von Verdauungsenzymen und der Resorption der verdauten Nahrung dienen. An den Mitteldarm schließt der lange Enddarm an, der durch den ganzen Krebsschwanz zieht und im Anus an der Unterseite des Telsons endet.

Die Exkretion und Osmose wird durch zwei kompakte, linsenförmige Körper, welche dicht unterhalb der Augen liegen, bewerkstelligt. Sie werden als Grüne Drüsen oder „Nieren" bezeichnet. Ein stark verdünnter Harn wird über die Ausleitungsgänge dieser Drüsen ausgeschieden. Sie öffnen sich mittels kleiner Poren an der Basis der zweiten Antennen. Der Krebs trinkt nicht, aber große Mengen Wasser dringen über die Kiemenoberfläche in den Krebskörper ein. Salze und Nährstoffe werden in das Blut (die Haemolymphe) aufgenommen, während die unbrauchbare Flüssigkeit wieder ausgeschieden wird. Auch die Kiemen helfen bei der Kontrolle der Körperflüssigkeitskonzentration, beispielsweise des Natriums, mit.

Der Flußkrebs hat ein muskulöses fünfeckiges Herz, das unter der Areola des Carapax liegt, besitzt aber keine Blutgefäße wie höhere Tiere. Die Arterien sind nur kurz und münden in Hohlräume, von denen die Organe umspült werden. Dem Herz wird das Blut über den Pericardialsinus mittels drei Paar Ostien zugeführt. Es wird nach vorne, nach hinten und nach unten über kurze Arterien gepumpt, die in Hohlräume, das Haemocoelsystem, übergehen. Dann zirkuliert das Blut zum Sternalsinus, von dort zu den Kiemen und schließlich zurück zum Pericardialsinus, wo sich der Kreislauf schließt. Das Blut ist fast farblos und beinhaltet Amoebozyten und gelöstes Haemocyanin.

Abb. 7:
Endoskopisches Bild eines Flußkrebsmagens zur Veranschaulichung des Kauapparates. Nach Böhm et al. (1997).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die inneren Geschlechtsorgane werden in einem anderen Kapitel behandelt (siehe Beitrag PÖCKL „Fortpflanzung" in diesem Band).

Das Nervensystem entspricht dem herkömmlichen Crustaceenbauplan mit einer ventralen Nervenstrickleiter und einer Kette von Ganglien, zwei circumoesophagealen Konnektiven und einem dorsalen dreiteiligen Gehirn. Das Basalsegment der ersten Antennen beinhaltet das Gleichgewichts- oder Schweresinnesorgan, die Statozyste. Geruchs- bzw. Geschmackssinnesorgane finden sich zahlreich an den Mundwerkzeugen und den Antennen. Letztere sind auch mit sensiblen Tastorganen ausgestattet. Die Augenstiele tragen große Komplexaugen mit hunderten von Ommatidien. Außer dem Sehnerv liegen in den Augenstielen die kleinen Sinusdrüsen. Diesen Sinusdrüsen wird eine ganz besondere endokrinologische Bedeutung beigemessen, weil sie Hormone ausschütten, die wichtige Aspekte der Physiologie und des Verhaltens der Krebse regulieren. Unter anderem reguliert die Sinusdrüse (zumindest teilweise) folgende Vorgänge: das Zusammenziehen der Farbstoffträger, die Häutungsfrequenz, die Stoffwechselrate, das Wachstum, die Vitalität und die Lichtadaptation der Augen.

Zusammenfassung

Ziel des vorliegenden Artikels ist ein kurzer detaillierter Überblick über die funktionelle Morphologie (äußerer „Bauplan" des Körpers) und funktionelle Anatomie (innere Organe) der Flußkrebse. In einfacher Form wird die Bezeichnung der einzelnen Körperteile vorgestellt. Weil diese sowohl deutsch als auch wissenschaftlich benannt werden, sollte der Artikel sowohl für Laien als auch Biologen nützliche Informationen enthalten. Aus Platzgründen ist der Beitrag nur als kurze Zusammenfassung einer umfangreichen Literatur konzipiert. An geeigneten Stellen wurden Querverweise zu anderen Krustentieren eingeflochten.

Literatur

BOCK F. (1925): Die Respirationsorgane von *Potamobius astacus* LEACH (*Astacus fluviatilis*). — Fabr. Z. Wiss. Zool. **124**: 51-117.

BÖHM H., EITNER P., MESSAI E. & H.-G. HEINZEL (1997): Das Nervensystem des Flußkrebsmagens. — Biologie in unserer Zeit **27**: 56-64.

BRUSCA R.C. & G.J. BRUSCA (1990): Invertebrates. — Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.

CALMAN W.T. (1904): On the classification of the Crustacea Malacostraca. — Ann. Mag. Nat. Hist. **13**: 144-158.

CISNE J.L. (1982): Origin of the Crustacea. – In: BLISS D.E. & L.G. ABELE (Eds.): The biology of Crustacea, Vol. 1, Systematics, the fossil record, and biogeography. Academic Press, New York, 65-92.

DAHL E. (1976): Structural plans as functional models exemplified by the Crustacea Malacostraca. — Zool. Scr. **5**: 163-166.

FISHER J.M. (1972): Fine-structural observations on the gill filaments of the freshwater crayfish, *Astacus pallipes* LEREBOULLET. — Tissue Cell **4**: 287-299.

HESSLER R.R., MARCOTTE B.M., NEWMAN W.A. & R.F. MADDOCKS (1982): Evolution within the Crustacea. — In: BLISS D.E. & L.G. ABELE (Eds.): The biology of Crustacea, Vol.1, Systematics, the fossil record, and biogeography. Academic Press, New York, 150-239.

HOLDICH D.M. & I.D. REEVE (1988): Functional morphology and anatomy. — In: HOLDICH D.M. & R.S. LOWERY (Eds.): Freshwater crayfish: biology, management and exploitation. Croom Helm, London, 11-51.

HUXLEY T.H. (1878): On the classification and distribution of the crayfishes. — Proc. Zool. Soc. Lond. **1878**: 751-788.

HUXLEY T.H. (1880): Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. — F.A. Brockhaus, Leipzig.

LARIMER J.L. (1961): Measurement of ventilation volume in decapod crustacean. — Physiol. Zool. **34**: 158-166.

MAUDE S.H. & D.D. WILLIAMS (1983): Behaviour of crayfish in water current: Hydrodynamics of eight species with reference to their distribution pattern in Southern Ontario. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. **40**: 68-77.

MCLAUGHLIN P.A. (1980): Comparative morphology of recent Crustacea. – W.H. Freeman, San Francisco.

MCLAUGHLIN P.A. (1982): Comparative morphology of crustacean appendages. — In: ABELE LG. (Ed.): The biology of Crustacea, Vol. 2, Embryology, morphology, and genetics. Academic Press, New York, 197-256.

MCMAHON B.R. (1986): The adaptable crayfish: mechanisms of physiological adaptation. — Freshwat. Crayfish **6**: 59-74.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

McMahon B.R. & J.L. Wilkens (1983): Ventilation, perfusion and oxygen uptake. — In: Mantel L.H. (Ed.): The biology of Crustacea, Vol. 5, Internal anatomy and physiological regulation. Academic Press, New York, 289-372.

McVean, A. (1982): Autotomy. — In: Sandeman D.C. & H.L. Atwood (Eds.): The biology of Crustacea, Vol. 4, Neural integration and behaviour. Academic Press, New York, 107-132.

Olszewski P. (1980): A salute to the humble yabby. — Angus & Robertson, Sydney, Australia.

Pilgram R.L.C. & C.A.G. Wiersma (1963): Observations on the skeleton and somatic musculature of the abdomen and thorax of *Procambarus clarkii* (Girard), with notes on the thorax of *Panulirus interruptus* (Randall) and *Astacus*. — J. Morph. **113**: 453-487.

Renner M. (1989): Kükenthals Leitfaden für das zoologische Praktikum. Fischer, Stuttgart.

Schmidt W. (1915): Die Muskulatur von *Astacus fluviatilis* (*Potamobius astacus* L.). — Z. wiss. Zool. **113**: 165-251.

Schram F.R. (1982): The fossil record and evolution of Crustacea. — In: Bliss D.E. & L.G. Abele (Eds.): The biology of Crustacea, Vol. 1, Systematics, the fossil record, and biogeography. Academic Press, New York, 93-147.

Wiersma C.A.G. (1961): The neuromuscular system. — In: Waterman T.H. (Ed.): The physiology of Crustacea, Vol. II, Academic Press, New York, 191-240.

Anschrift des Verfassers:

Wiss. Rat Dr. Manfred Pöckl
Naturschutzsachverständiger
Amt der NÖ. Landesregierung
Am Schierlberg 1
A-3381 Golling a. d. Erlauf
Austria
e-mail: manfred.poeckl@noel.gv.at